植物分类学报 38(2):148~166(2000)
Acta Phytotaxonomica Sinica

豆科黄华属的植物地理研究*

[1]萨 仁 [1]陈家瑞 [2]李沛琼
[1](中国科学院植物研究所 北京 100093)
[2](深圳仙湖植物园 深圳 518004)

The phytogeographical studies of *Thermopsis* (Fabaceae)

[1]SA Ren [1] CHEN Chia-Jui [2] LI Pei-Chun
[1](*Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)
[2](*Shenzhen Fairy Lake Botanical Garden*, Shenzhen 518004)

Abstract The present article is the first comprehensive treatment of phytogeography of *Thermopsis* (Fabaceae) in the world. *Thermopsis* is one of the few genera within Fabaceae with the distribution pattern of the East Asia-North American disjunction. The distribution patterns of 5 recognized sections (including a new one) covering 21 species in *Thermopsis* are analyzed, and the results show four centres of frequency of the genus: the Eastern Asiatic Region (9 spp./3 sects., including 4 endemic species), the Irano-Turanian Region (7 spp./3 sects., including 3 endemic species), the Rocky Mountain Region (7 spp./2 sects., all endemic), and the Atlantic North American Region (3 spp./1 sect., all endemic). In the light of the fact that most species and sections, a number of phylogenetic series of the genus, and the most primitive sections and most advanced sections in *Thermopsis* occur in the East Asia, the Eastern Asiatic Region might be the centre of diversity of the genus. As the Irano-Turanian Region and the Rocky Mountain Region were just second to that of Eastern Asiatic Region in number of sections and species, and many polyploids appeared in these regions, they were considered as the secondary centres of distribution and speciation of the genus. The speciation looks to be frequent and complex in these regions, and many new taxa have been described from there while many new reduced or incorporated taxa have happened over there. However, recent molecular data has shown that two reduced taxa of *Thermopsis* are distinct in these regions. Based on the modern distribution patterns and evolutionary trends in morphological characters of the genus, and available fossil record of the genus and the historical geology, we speculate that *Thermopsis* had already existed on Eurasia and North America before the Late Miocene, and probably originated from an ancestral form of Sophora-like taxa with lupine alkaloids somewhere in the Laurasia in the Early Tertiary or Late Cretaceous. After the separation of the two continents, species on different continents developed distinctly under influences of different evolutionary factors. In Asia, the late Tertiary orogeny, disappearing of the Tethys and aridity and freezing caused by the Quaternary glaciation were the main forces to promote the speciation and evolutionary processes, whereas in North America it was the Quaternary glaciation and the orogeny of partial area to promote evolution of the genus. According to the evolutionary trends in *Thermopsis* and the distribution pattern of the primitive taxa, Sino-Japanese Subregion of Eastern Asiatic Region may be considered as the centre of primitive forms of *Thermopsis*.

Key words *Thermopsis*; Geographical distribution; Origin; Evolution

摘要 首次全面论述了全世界黄华属(豆科)植物地理。黄华属是豆科少数几个东亚-北美间断分布属

---

* 国家自然科学基金重大项目资助(9390010,39893360)。
1998-11-11 收稿,1999-10-20 收修改稿。

之一。对黄华属5组21种的分布进行了分析,发现本属4个频度分布中心依次是:东亚地区(8种/3组,其中特有种4种),伊朗-土兰地区(7种/3组,其中特有种3种),落基山地区(7种/2组,均为特有种)及大西洋北美地区(3种/1组,均为特有种)。基于以下事实:在东亚地区存在本属最多的组与种;在此区可以见到黄华属系统发育系列;该属最原始的组种及最进化的组种也在该区出现等,可以认为东亚地区是该属的现代分布中心及分化中心。伊朗-土兰地区(中亚东部至喜马拉雅)及落基山地区所含种、组数仅次于东亚地区,而且多倍体现象多发生于这两区,因此可认为是本属的次生分布中心及分化中心。在此二地区,物种分化较活跃且复杂,先后描述了很多新种和变种,也曾进行过较多的归并处理。最近的分子生物学证据不断揭示,在这地区曾被归并的一些分类群存在着较大不同,从而提醒分类学家对年轻区系中物种分化较活跃的类群进行分类处理时,无论是建新分类群还是对某些类群进行归并,应持谨慎态度。作者根据黄华属植物的现代地理分布、形态演化趋势、现有的化石及地质历史资料,推测黄华属植物在中新世之前早已形成,并且在晚第三纪欧亚大陆与北美大陆失去陆地连接之前在两大陆已经存在,很可能是于早第三纪或晚白垩纪在劳亚古陆上起源于一个含羽扇豆生物碱的古槐成员。两大陆分离后,在不同的成种因子的影响下,形成了各自的演化格局:在亚洲,晚第三纪的喜马拉雅造山运动、古地中海消失及第四纪冰川作用引起的旱化、寒化,促进了该属植物的强烈分化;而在北美,第四纪的冰川作用及局部的山体隆起,可能是促进该属植物演化的主要动力。根据黄华属植物的系统演化趋势及原始类群的分布式样分析,东亚地区的中国-日本亚区可能是本属植物的原始类型中心。

关键词　黄华属; 地理分布; 起源; 演化

黄华属 *Thermopsis* 隶属于豆科,蝶形花亚科,黄华族 trib. Thermopsideae。黄华族是从混杂广义的坡塔里族 trib. Podalyrieae 中分出的北半球一群,由俄国学者 G. P. Yakovlev (1972) 建立的。黄华族以10个花丝完全离生雄蕊、具三小叶掌状复叶及含有羽扇豆生物碱 (lupine) 等特征与槐族 trib. Sophoreae 较为近缘 (Turner 1981),在蝶形花亚科中处于较原始的位置。分布于北半球的黄华族植物所含羽扇豆生物碱更接近于染料木族 trib. Genisteae,并推测这两族及南半球的坡塔里族(狭义的)是起源于原始槐族祖先,并平行进化而来(Cramer & Turner 1967)。黄华族包括分布于亚洲的沙冬青属 *Ammopiptanthus*, 黄花木属 *Piptanthus*, 分布于地中海的 *Anagyris*, 分布于北美的 *Baptisia*、*Pickeringia* 及亚洲-北美间断分布的黄华属等6属(图1)。

Thermopsis 是英国学者 Robert Brown 于1811年以 *Thermopsis lanceolata* R. Br. (= *T. lupinoides* (L.) Link)为模式建立的。本属在黄华族中分布最广,为亚洲-北美间断分布,种类最多,具有多年生草本、雄蕊开花后不脱落,荚果较扁等共同特征,是一个很自然类群。本属植物由于分布范围广,变异幅度大,曾出现了64个种名,分类学名称的混乱对本属地理区系分析增加了困难,因此,至今这方面的研究很少。

俄国学者 Czefranova 在1958年发表了世界黄华属的分类学专著,将本属分为4组10系26种。1970及1976年,她对黄华属系统又做了补充描述,将其分为2个亚属,4组14系38种。彭泽祥与袁永明(1992)将中国分布的20种5变种归并为8种3变种,并归入 Czefranova 系统的3个组(还有一组产中亚),但未承认她的紫花黄华亚属,而是根据花的轮生或互生分成2个亚属。陈家瑞等(1994)对北美的20种7变种黄华属植物进行了修订,确认北美黄华属植物有10种3变种,其中2种为四倍体 (Chen *et al*. 1994)。袁永明在其硕士论文(1998)及后来发表的有关形态学、系统演化论文中,对中国黄华属及黄华属的 Czefranova 系统提出了宝贵的修正意见。陈家瑞、朱相云与袁永明等对黄华族的细胞学

研究(Chen *et al*. 1992)表明,该族植物除产美国西海岸的 *Pickeringia* 染色体 2n = 28 (x = 7) 外,其余均为 x = 9 (2n = 18),沙冬青属原报道的 x = 10 (Goldblatt 1981)是观察上的错误。以上论文对本文黄华属的地理分布及系统演化的讨论提供了重要的基础。

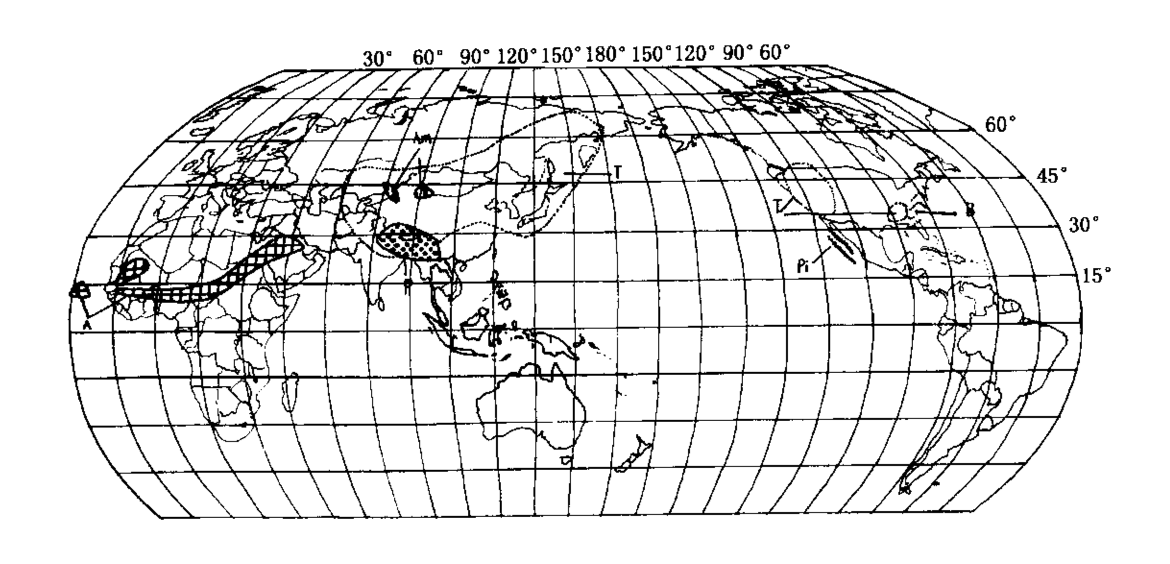


图1 黄华族植物的地理分布

Fig.1 Distribution of trib. Thermopsideae. T = *Thermopsis*; A = *Anagyris*; Am = *Ammopiptanthus*; B = *Baptisia*; P = *Piptanthus*; Pi = *Pickeringia*

黄华属是一个典型的北半球温带亚洲-北美间断分布属。我国是黄华属及其邻近属的现代分布中心之一。由于该属的分类混乱,又缺乏可靠的化石记录资料,对该属的起源、散布、地理分布都还无全面、系统的论述文章。本文只是对这些问题进行初步探讨。

1 世界黄华属分类系统

为探讨本属的起源、演化及区系地理,有必要首先讨论一下本属的分类系统及形态性状演化趋势。本文采纳了 Czefranova (1958) 的系统,作者又对北美西海岸及落基山的轮生花(少数种有时兼有互生)类群新建了一个组,至此,本属共 5 组。本文所依据的黄华属分类系统如下。

1.1 小叶黄华组

sect.1 ***Archithermopsis*** C.J. Chen, R. Sa et P.C. Li in sched.

本组是现存黄华属中分化最早、最原始的组,具有一系列的近祖性状,如:总状花序的花互生,萼筒基部不囊状膨大,子房柄短或无,荚果狭条形(长:宽 > 10)并多直立,种子较多且小,小叶常具柄,叶片狭,植株通常高大等。该组含 6 种 1 变种 (*T*. *chinensis* Benth. ex S. Moore, *T*. *fabacea* (Pall.) DC., *T*. *mollis* (mich.) Curtis ex Gray, *T*. *fraxinifolia* (Nutt. ex Torrey & Gray) Curtis, *T*. *villosa* (Walter) Fernald & Schubert, *T*. *gracilis* Howell, *T*. *gracilis* Howell var. *ovata* (Robinson ex Piper)M. Mendenhall),主要分布于东亚区的华中省、华北省、满洲省、萨哈林-北海道省、日本-朝鲜省和大西洋北美地区的阿巴拉契亚省。之字枝黄华 *T*. *gracilis* 出现在北美西海岸,普遍生长在较温暖的低海拔山区(图2)。小叶

黄华组分布的这两个地区，尤其华中省与阿巴拉契亚省在地史上也是本属植物分布最古老的区域。

1.2 中亚黄华组

sect.2 ***Pseudothermia*** Czefr.

本组也具似小叶黄华组的一些较原始特征，如花互生，叶柄较长，萼齿短于萼筒，但又表现出如下次生演化特征：萼筒背部或基部囊状膨大；荚果长：宽 < 10，种子较大且数量少等。该组仅 2 种（*T. alterniflora* Regel. & Schmalh.，*T. dolichocarpa* V. Nikit.），分布于伊朗-土兰地区的天山和帕米尔-阿赖地区（图 2）。本组显然是从小叶黄华组分化出来，并且是随古地中海消失而向西迁移至中亚的中部天山省而残留下的一小群，具有适应旱化环境的一些特征。

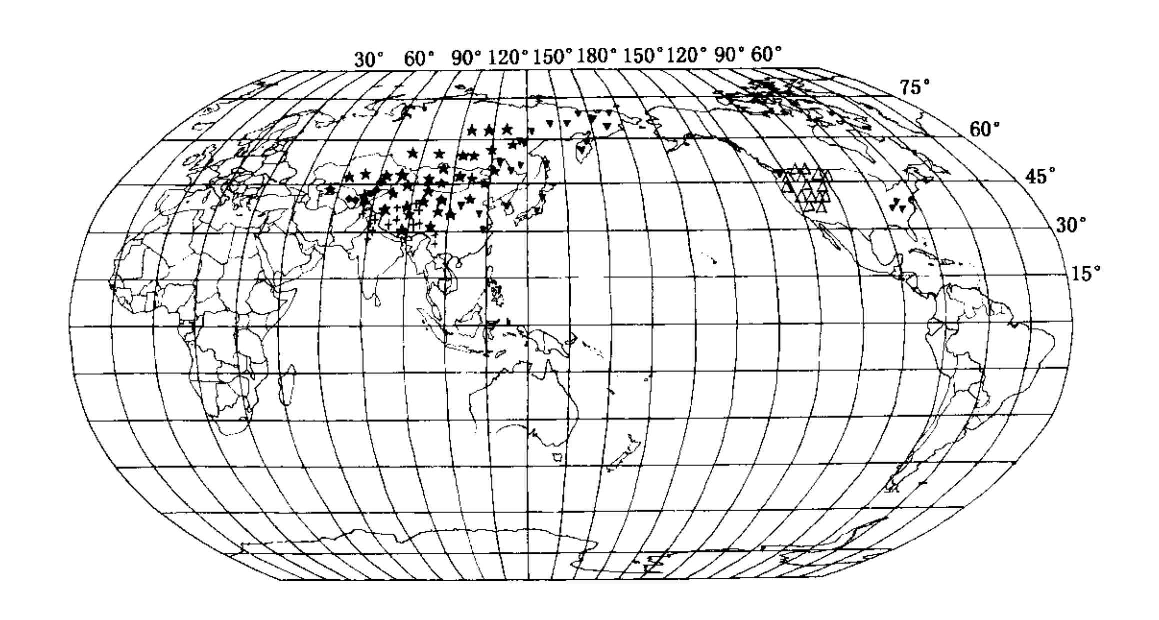


图 2　黄华属各组的地理分布

Fig.2　Geographical distribution of the sections of *Thermopsis*. ★. sect. *Thermopsis*; +. sect. *Thermopsidella*; △. sect. *Thermia*; ▼. sect. *Archithermopsis*; ◆. sect. *Pseudothermia*

1.3 落基山黄华组

sect.3 ***Thermia*** (Nutt.) Czefr.

本组是自小叶黄华组中分出的，有的种还残存有互生花、狭长的荚果等性状。与后者的区别在于总状花序的花通常轮生、萼齿长过萼筒或与萼筒近等长、种子少等。本组含 6 种 3 变种（*T. californica* S. Watson，*T. californica* var *argentata* (E. Greene) C.J. Chen & B.L. Turner，*T. californica* var *semota* (Jepson) C.J. Chen & B.L. Turner，*T. divaricarpa* Nelson，*T. macrophylla* Hook & Arn.，*T. montana* Nutt. ex Torrey & A. Gray，*T. montana* Nutt. ex Torrey & A. Gray var. *hitchcockii* (Isely) M. Mendenhall，*T. rhombifolia* (Nutt. ex Pursh) Richardson，*T. robusta* Howell）。分布于太平洋东海岸的海岸山脉及其邻近的落基山地区（图 2），也是适应高山旱化演化的一类，是小叶黄华组向黄华组演化的中间类型。

1.4 黄华组

sect.4 ***Thermopsis***

本组由一群典型的花轮生类组成,主要特征为:花轮生,萼齿与萼筒比例接近1,通常荚果长:宽<5,荚果较宽且短,种子数目少于10。是一类典型的旱生植物。本组含7种(*T. alpina* Ledeb., *T. inflata* Camb., *T. licentiana* Pet.-Stib., *T. lupinoides* (L.) Link., *T. lupinoides* (L.) Link var. *mongolica* (Czefr.) Saren et C. J. Chen, *T. smithiana* Pet.-Stib., *T. turkestanica* Gdgr.),均分布于亚洲(图2)。本组中的有些种,如披针叶黄华,是广布类群,生态幅较宽,几乎遍布亚洲温带,甚至亚热带高山。

1.5 紫花黄华组

sect.5 ***Thermopsidella*** Czefr.

本组是黄华属中最进化的一类,以花紫色、具有5~7枚合生的托叶、萼齿与萼筒的比例等于或大于1等特征明显区别于黄华组。只含1种 (*T. barbata* Benth.)及1变种(*T. barbata* Benth. var. *gyirongensis* (S Q Wei) Z X Peng et Y M Yuan),主要分布于东亚地区的青藏高原及横断山脉,向西可渗入到伊朗-土兰地区(克什米尔地区)(图2)。

2 黄华属的一些性状的演化趋势

2.1 根状茎: 直立粗大→横走
2.2 幼苗初期的真叶: 单叶→掌状三出叶
2.3 小叶: 宽→狭
2.4 小叶柄:有→无
2.5 托叶:2→多(裂生而成);分离→合生;脱落→宿存
2.6 总状花序花: 互生→轮生
2.7 萼齿: 短于萼筒→等于或长过萼筒
2.8 子房柄: 无、小柄→长柄
2.9 雄蕊: 开花后脱落→宿存
2.10 花的颜色: 黄色→紫色
2.11 荚果: 窄→宽;扁→圆;直立→叉向两侧;成熟后开裂→不裂
2.12 种子: 小→大;多→少
2.13 倍性:2倍→4倍

3 黄华属植物的地理分布及特点

3.1 种的地理分布

黄华属是亚洲-北美间断分布属。其中,亚洲有11种(表1),自东北亚经喜马拉雅西达中亚的厄尔布尔士山脉,但主要分布于横断山脉、喜马拉雅山脉及中亚天山、阿尔泰山,其中我国有8种(含特有种2种),中亚有7种(含特有种3种),东北亚2种(含特有种1种);北美分布有10种(表2),跨越美国28个州,主要分布西部的落基山脉和海岸山脉及东部的阿巴拉契亚山脉,加拿大只有1种。

图3　披针叶黄华的地理分布

Fig.3　The geographical distribution of *Thermopsis lupinoides*

图4　黄华属植物的地理分布

Fig.4　The geographical distribution of *Thermopsis*.　A. *T. alpina*; F. *T. fabacea*

3.1.1 高山黄华 *T. alpina*

本种分布于环北方植物地区，也可渗入到特梯斯亚区的伊朗-土兰地区。该种见于东西伯利亚（安加拉河-萨彦岭）；我国的河北、甘肃、青海、新疆、四川、云南、西藏；中亚（准格尔-巴尔哈斯台、天山、帕米尔-阿赖）（图4）。

生于高山冻原、高山草甸、高山砾石质坡地、高山溪边草地、山坡林下及阳坡灌丛，海拔2000～4800 m。

3.1.2 胀果黄华 *T. inflata*

分布区包括东亚及伊朗-土兰地区，见于我国的青海、西藏、云南及尼泊尔、印度、巴基斯坦（克什米尔地区）（图5）。生于高山砾石地、山坡草地、沙砾质灌丛、河谷阶地、阴坡石缝、河滩地、农田边、山坡草甸，海拔3200～5200 m。

表1 亚洲黄华属植物的地理分布

Table 1 The geographical distribution of Asian *Thermopsis*

种 Species	中国 China	蒙古 Mongolia	日本 Japan	韩国 Korea	印度 India	尼泊尔 Nepal	俄罗斯 Russia	哈萨克斯坦 Kazakhstan	塔吉克斯坦 Tajikistan	吉尔吉斯坦 Kyrgyzstan	乌兹别克斯坦 Uzbekistan
T. alpina	+	+					+	+	+	+	+
T. alterniflora								+		+	
T. barbata	+				+	+					
T. chinenesis	+		+								
T. dolichocarpa									+		
T. fabacea			+	+			+				
T. inflata	+				+	+					
T. licentiana	+										
T. lupinoides	+	+					+	+	+	+	+
T. smithiana	+										
T. turkestanica	+							+		+	

3.1.3 光叶黄华 *T. licentiana*

我国特有种，分布于河北、甘肃、青海及四川（图5）。常生于山地森林、草原或水土条件较好生境的沙壤地、荒地、路旁、农田边、林缘、河岸草地、林间草地，海拔1500～2500（～4300）m。

3.1.4 披针叶黄华 *T. lupinoides*

本种分布范围最广，适应性强，广布于亚洲的环北方植物地区、东亚地区，向西还可渗入到特梯斯亚区的伊朗-土兰地区。分布于欧洲（伏尔日斯克-格木斯克，外伏尔日斯克）；西西伯利亚（上掩伯斯克，额尔奇斯，阿尔泰）；东西伯利亚（安加拉河-萨彦岭，达乌里，勒拿河-科罗马河）；中亚（咸海-里海，近巴尔哈斯台，准格尔-巴尔哈斯台，天山）。在我国常见于内蒙古、河北、山西、陕西、宁夏、甘肃、青海、新疆、四川、西藏、云南。尼泊尔也有分布（图3）。

常生于向阳干旱、半干旱环境的山坡、荒地、路旁、农田边、盐碱地、干旱山坡、林缘、河岸草地、林间草地及滩地，海拔600～3400（～4500）m。

3.1.5 矮生黄华 *T. smithiana*

我国特有种，只分布于我国的四川及云南(图6)。生于山坡草地，海拔3500～4800 m。

3.1.6　新疆黄华 *T. turkestanica*

天山特有种。我国新疆有此种的分布(图5)。生于山坡草地、沟谷、河滩地，海拔1200～2200 m。

表2　北美黄华属植物的地理分布

Table 2　The Geographical distribution of North American *Thermopsis*

地区 Region		*T. californica*	*T. divaricarpa*	*T. gracilis*	*T. macrophylla*	*T. montana*	*T. rhombifolia*	*T. robusta*	*T. fraxinifolia*	*T. mollis*	*T. villosa*
U.S.A.	Alabama									+	+
	Georgia								+	+	+
	Maine									+	
	Maryland									+	
	Massachusetts									+	
	N. Carolina								+	+	
	New hemisphere									+	
	New York									+	
	Pennsylvania									+	
	S. Carolina								+	+	
	Tennessee								+	+	+
	Vermont									+	
	Virginia								+	+	
	Arizona			+		+					
	California	+			+			+			
	Colorado		+			+	+				
	Idaho					+					
	Montana					+	+				
	Nebraska						+				
	N. Dakota						+				
	Nevada					+					
	New Mexico		+			+	+				
	Oklahoma						+				
	Oregon			+		+					
	S. Dakota						+				
	Utah					+	+				
	Washington										
	Wyoming		+			+	+				
Canada							+				

3.1.7　紫花黄华 *T. barbata*

分布于我国青海、四川、西藏、云南。印度、巴基斯坦(克什米尔地区)、尼泊尔、锡金和不丹也有分布(图6)。常生于高山山顶砾石地及山坡草地、林缘，海拔3000～5000 m。

3.1.8　互生花黄华 *T. alterniflora*

天山特有种，只见于哈萨克斯坦(图5)与吉尔吉斯坦。生于山坡、山脚、山谷及河谷溪岸，海拔可达3600 m。

图5 黄华属植物的地理分布

Fig.5 The geographical distribution of *Thermopsis*. A. *T. alterniflora*; D. *T. dolichocarpa*; I. *T. inflata*; L. *T. licentiana*; T. *T. turkestanica*

图6 黄华属植物的地理分布

Fig.6 The geographical distribution of *Thermopsis*. B. *T. barbata*; C. *T. chinensis*; S. *T. smithiana*

3.1.9 长荚黄华 *T. dolichocarpa*

只见于帕米尔-阿赖地区，产塔吉克斯坦(图5)。生于中山地带林下及灌丛中，海拔1200～2200 m。

3.1.10 小叶黄华 *T. chinensis*

只见于东亚地区，分布于我国陕西、河北、江苏、浙江。日本也有分布（图6)。生于山脚、路旁、荒地，海拔100～1500 m。常有栽培作药用。

3.1.11 东亚黄华 *T. fabacea*

分布于远东（勘察加半岛、萨哈林岛(库页岛)、乌德、乌苏里)、韩国及日本。还见于我国的黑龙江和吉林(图4)。生于河岸及海岸沙地，海拔低于1500 m。

3.1.12 梣叶黄华 *T. fraxinifolia*

分布于美国阿巴拉契亚山脉的田纳西州、北卡罗来纳州、南卡罗来纳州、佐治亚州四个州的交界处(图8)。通常生于密林中，沿山谷溪边或低海拔的冲积平原，海拔100～1200 m。

3.1.13 之字枝黄华 *T. gracilis*

此为四倍体种，分布于加利福尼亚州北部及俄勒冈州南部(图8)。生于低山常绿林中，海拔100～1200 m。

3.1.14 柔毛黄华 *T. mollis*

分布于美国阿巴拉契亚山脉的田纳西州、北卡罗来纳州、南卡罗来纳州、佐治亚州、亚拉巴马州、弗吉尼亚州(图9)。通常生于低、中山带，海拔300～800 m。

3.1.15 长毛黄华 *T. villosa*

野生的分布区狭小，分布于美国阿巴拉契亚山脉的田纳西州、佐治亚州、亚拉巴马三州的交界处。目前，此种已被广泛栽培并野化至佐治亚州、北卡罗来纳州、弗吉尼亚州、马里兰州、宾夕法尼亚州、纽约州、马萨诸塞州、新罕布什尔州、缅因州等(图7)。散生于稀疏的栎树林中及荒坡草地，海拔1000～1600 m。

3.1.16 加州黄华 *T. californica*

只分布加利福尼亚州，其3个变种的分布呈明显的地理替代现象(图7)。*T. californica* var. *californica* 分布于加州西海岸，生于常绿阔叶灌丛中，海拔自海平面至1000 m。再往南依次出现 *T. californica* var. *argentata* 和 *T. californica* var. *semota*。前者生于常绿阔叶灌丛中或松林下，海拔1200～2200 m；后者生于栎树林下的草地，海拔1000～1500 m。

3.1.17 弯果黄华 *T. divaricarpa*

分布于美国落基山脉的科罗拉多州、怀俄明州、新墨西哥州(图7)。主要生于干旱荒坡草地、冲积平原及路旁，还可延伸到低海拔的山谷，海拔2000～3000 m。

3.1.18 大叶黄华 *T. macrophylla*

只见于加利福尼亚州的 Santa Yuez Peak 山峰不大的一块区域(图9)。生于近山顶处，花岗岩基质的沙地，海拔1000～1400 m。

3.1.19 山地黄华 *T. montana*

分布于落基山脉及海岸山脉之间高原的俄勒冈州、蒙大拿州、爱达荷州、怀俄明州、内

华达州、犹他州、科罗拉多州、亚利桑那州、新墨西哥州(图8)。生长于中、高山带的山体,海拔2000~3200 m。其变种 var. *hitchcockii* 是 Mendenhall(1994) 经分子系统学研究,发现

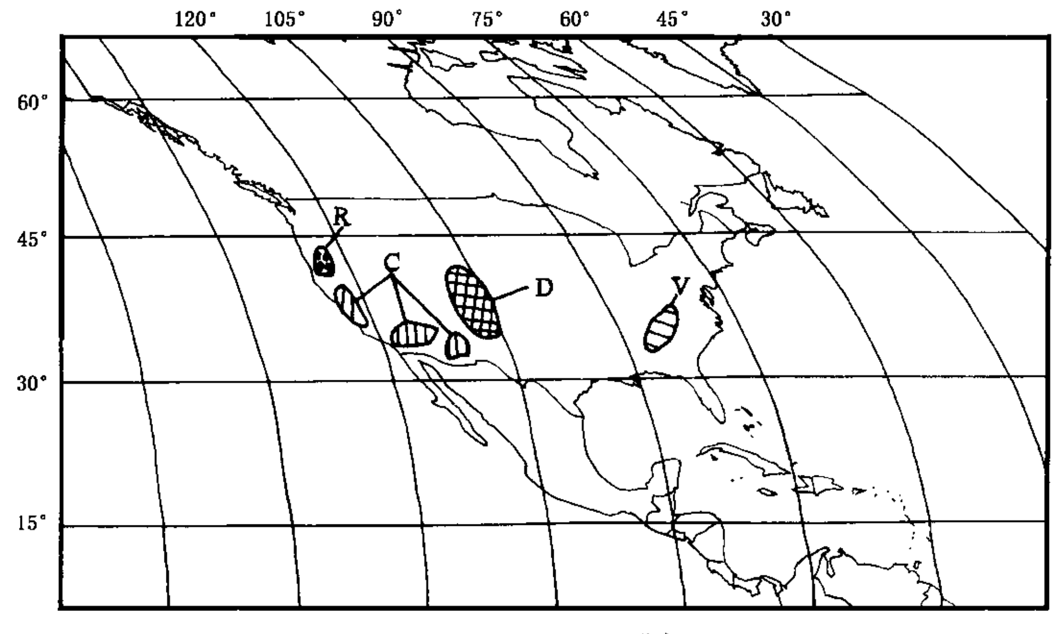


图7 黄华属植物的地理分布

Fig.7 The geographical distribution of *Thermopsis*. C. *T. californica*; D. *T. divaricarpa*; R. *T. robusta*; V. *T. villosa*

图8 黄华属植物的地理分布

Fig.8 The geographical distribution of *Thermopsis*. F. *T. fraxinifolia*; G. *T. gracilis*; M. *T. montana*

具明显区别于其它类群的DNA序列，从而恢复的一个实体，放入 *T. montana* 复合体内较为自然。分布于华盛顿州。*T. gracilis* var. *ovata* 是Mendenhall结合分子系统学研究，发现DNA序列独特，应作为独立实体恢复其适当的分类位置。结合地理学与形态学资料，我们认为它与 *T. montana* 较远，而与 *T. gracilis* 亲缘关系较近。

3.1.20　大平原黄华 *T. rhombifolia*

分布较广，遍布美国的落基山及其东部的大平原(高原)地区之新墨西哥州、俄克拉河马州、科罗拉多州、犹他州、内布拉斯加州、怀俄明州、南达科他州、北达科他州，北至加拿大的艾伯塔省、马尼托巴省、萨斯喀彻温省，其分布显然已经渗入到大西洋北美地区的北美普列利省(图9)。本种是北美黄华属中分布最广、生态幅最大的一个类群。在沙土、粘土及砾石质土壤上都有该种的踪迹。本种在海拔1000～2000 m的沙地、河谷、路旁及荒地至海拔3500 m的山坡草地都能生长。

3.1.21　粗大黄华 *T. robusta*

局限于加利福尼亚州西北部(图7)。生于山脊，海拔150～1500 m。

3.2　在各区的分布特点

本文承认全世界黄华属植物共计21种6变种，根据Takhtajan (1986)的世界植物区系分区，作者对本属植物区系地理分布进行了分析。本属植物全部属于泛北极植物区，分属于两个植物亚区，即北方植物亚区(包括环北方植物地区、东亚植物地区、大西洋北美植物地区、落基山植物地区)及特梯斯植物亚区(伊朗-土兰植物地区)。

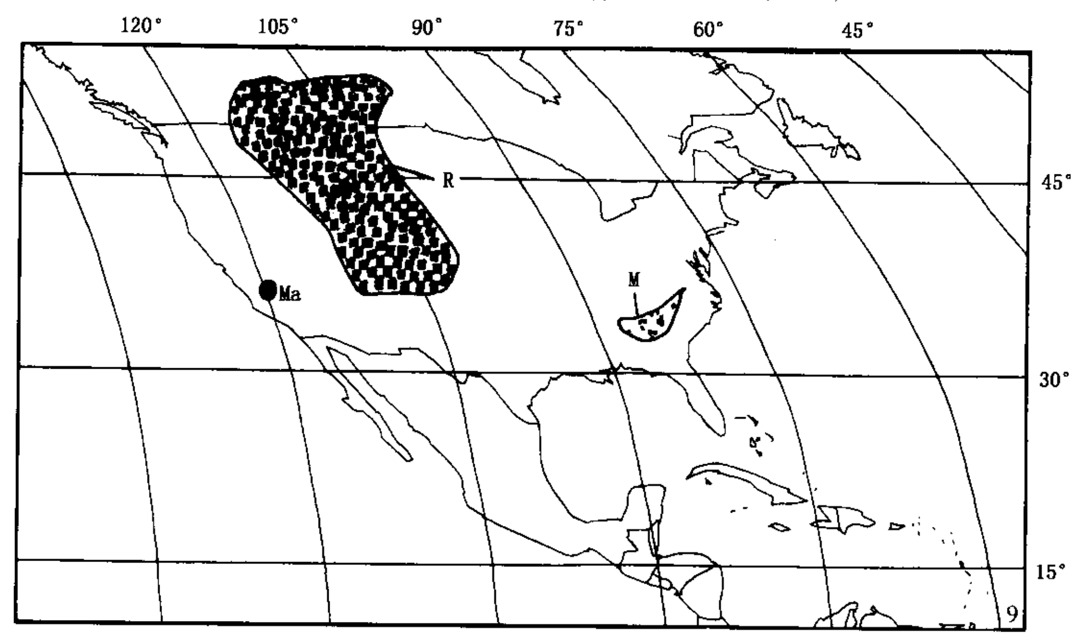


图9　黄华属植物的地理分布

Fig.9　The geographical distribution of *Thermopsis*.　R. *T. rhombifolia*; Ma. *T. macrophylla*; M. *T. mollis*

3.2.1　各区组、种数分布的比较

根据Takhtajan (1986) 对世界植物区系的划分，黄华属的分布占据5个植物地区，在

各区的分布见表3(统计分析时将变种包括在种的分布区内)。按各区组、种数的多少排列如下:东亚地区(8/3)(其中分子代表种数,分母代表组数,下同),伊朗-土兰地区(7/3),落基山地区(7/2),大西洋北美地区(3/1),环北方地区(2/1)(此区成分也同时计入相关地区)。东亚地区无论组数及种数都居第一位,主要分布于我国的青藏高原及横断山脉。伊朗-土兰地区种数虽较东亚地区少,但组数相同,且含一个由花互生类组成的特有组中亚黄华组。另外,在落基山地区的组、种数也有较多,仅较东亚地区各少一组、种,与大西洋北美地区3种一样,均为特有种。

表3 黄华属植物的地理分布
Table 3 Floristic areas of *Thermopsis*

	特梯斯植物亚区 Tethyan subkingdom				北方植物亚区 Boreal subkingdom
	伊朗-土兰地区 Irano-Turanian Region	环北方地区 Circumboreal Region	东亚地区 Eastern Asiatic Region	落基山地区 Rocky Mountain Region	大西洋北美地区 North American Atlantic Region
T. alterniflora					+
T. dolichocarpa					+
T. licentiana		+			
T. lupinoides	+	+			+
T. alpina	+	+			+
T. smithiana		+			
T. turkestanica					+
T. inflata		+			+
T. barbata		+			+
T. chinensis		+			
T. fabacea		+			
T. fraxinifolia				+	
T. mollis				+	
T. villosa				+	
T. gracilis			+		
T. rhombifolia			+		
T. montana			+		
T. robusta			+		
T. californica			+		
T. divaricarpa			+		
T. macrophylla			+		
总种数 Total	2	8	7	3	7
特有种数 Endemic		4	7	3	3
特有种数/总种数 Endemic/Total(%)	0	50	100	100	42.9

3.2.2 各区特有种的比较

黄华属植物间断分布于亚洲与北美,而且两大陆没有共同的物种。在黄华属分布的5个地区中,除在环北方地区无特有种外,东亚及伊朗-土兰地区分别有50%及42.9%的种类是特有的。在它们的分布区重叠地区,物种存在着基因交流,物种分化似乎还很活跃。而在大西洋北美及落基山地区所有种类均为特有成分,显示这两地区黄华属区系的

独立性，至少在目前洲间及洲内都几乎不存在基因交流。但阿巴拉契亚山的黄华与东亚的小叶黄华同属一个组，有许多共同相似特征，表明它们在历史上有过联系，可能具有共同起源。

3.2.3　黄华属在中国的分布

我国分布的黄华属植物有 3 组 9 种，其中 2 种为特有种。组的分布占世界黄华属总组数的 60%，种占 42.9%。中国是黄华属在全世界组的分布最多的国家，而且种数也较多，所以研究黄华属在中国的分布，对探讨其起源、分化是很重要的。根据吴征镒(1979)的中国植物区系分区系统，本属在中国的分布如表 4。阿尔泰地区(2/1)，天山地区(3/1)，中亚西部地区(2/1)，唐古特地区(5/2)，帕米尔、昆仑、西藏地区(4/2)，西喜马拉雅地区(2/2)，东北地区(2/2)，华北地区(3/2)，华东地区(1/1)，云南高原地区(1/1)，东喜马拉雅地区(3/2)。

表 4　中国黄华属植物的地理分布

Table 4　Geographical distribution of *Thermopsis* in China

	T. alpina	*T. barbata*	*T. chinensis*	*T. inflata*	*T. fabacea*	*T. licentiana*	*T. lupinoides*	*T. smithiana*	*T. turkestanica*	总种数 Total
天山地区 Tianshan Region	+						+		+	3
中亚西部地区 West central Asiatic Region	+						+			2
中亚东部地区 East central Asiatic Region							+			1
唐古特地区 Tangut Region	+	+		+		+	+			5
帕米尔、昆仑、西藏地区 Pamir, Kunlun, Xizang Region	+	+		+			+			4
西喜马拉雅地区 West Himalaya Region	+	+		+						3
东北地区 North-east China Region					+		+			2
华北地区 North China Region			+			+	+			3
华东地区 East China Region			+							1
云南高原地区 Yunnan Plateau Region		+								1
横断山脉地区 Hengduan-shan Region	+	+					+	+		4
东喜马拉雅地区 Eastern Sibirian Region		+		+						2

4 结论与讨论

4.1 分布区类型

黄华属基本上属东亚-北美间断分布区类型,这与吴征镒(1991)的"中国种子植物属的分布区类型"结论一致。黄华属的5组21种中有4组18种分布于该间断分布区内,只有中亚黄华组的2种、黄华组的新疆黄华与胀果黄华及紫花黄华组的1种分布到中亚天山至伊朗-土兰地区,可能是中新世以后青藏高原隆升、古地中海消失引起该地区寒化、旱化,致使本属植物向中亚演化的一股盲支。披针叶黄华则广布于东亚区及特梯斯亚区的伊朗-土兰地区。

4.2 分布中心

本文分布区的确定基于以下两条原则:①种类分布最多的地区,即多度中心;②类型(组)分布最多的地区,即多样化中心。黄华属在世界各分布区的组数、种数及其百分比依次是东亚地区3组8种(特有种4),占总种数的33%,落基山地区2组7种(均为特有成分),占30.4%,伊朗-土兰地区3组6种(其中特有种3),占26%。

统计数字表明,东亚地区包含了3组,反映了该属的系统发育系列,即被认为最原始的小叶黄华组(彭泽祥等 1992, Yuan *et al*. 1990),次生分化的中亚黄华组及最进化的紫花黄华组等系统演化的多个阶段,表明东亚不仅是现存本属植物的原始分布中心之一,也是种类多样化中心。落基山地区和伊朗-土兰地区(蒙古省、西藏省、准噶尔-天山省、中天山省、西喜马拉雅省、北巴基斯坦省)属于高原或高山干旱寒冷环境,正适合该属植物生长,此外,多倍体现象也集中于此高山区,因此,是本属的次生分布中心或次生分化中心。由于这两区的该属植物形态变异大,故曾被不少学者描述了许多新分类群,其中相当多的种、变种已被归并(Chen *et al*. 1994,彭泽祥等 1992, Isely 1981)。然而,最近的分子系统学研究,揭示了有些被归并掉的类群具有独特的DNA序列,联系到它们的形态学、地理学证据,又恢复或新组合了它们的名称,如 *T. gracilis* var. *ovata* 及 *T. montana* var. *hitchcockii* (Mendenhall 1994)。这似乎也在提醒分类学家,对这些年轻区系中(喜马拉雅、中亚、落基山)物种分化活跃的类群,无论是建立新分类群还是进行归并处理,都要谨慎。

分布于大西洋北美地区地史较古老的阿巴拉契亚山脉的3种黄华,及分布于北美西部太平洋沿岸、生长于暖湿低海拔地带的1种黄华的形态特征相对较稳定。这4种黄华与分布于东亚地区萨哈林省、日本-朝鲜、华中(至秦岭)省等低海拔的互生花种类具有许多共同的特征,同属于最原始的小叶黄华组,它们在地史上可能在晚白垩纪或早第三纪曾有过联系,很可能是共同起源。

在中国分布有黄华属植物3组9种,占世界总属种数的42.8%,常见于温带地区的山地,西南部的亚热带高山也有较多分布。产东北至华中(西至秦岭)的最原始的小叶黄华组,由于低海拔环境破坏严重,野生居群已不多见了。然而分布于秦岭、横断山脉、喜马拉雅山以及天山等高山的黄华,在种类及生长密度方面是其它地区所不及的。

4.3 起源时间与地点的推测

形成本属植物现代东亚-北美(温带)间断分布格局,是与本属植物的起源、演化与散布密切相关的。在现存本属甚至黄华族的分布中没有一种分布到热带,而是在温带或亚

热带高山地区，因此，尚无热带起源的直接证据。在缺乏充分而可靠的化石记录的情况下，对该属的起源只能从以下几点进行推测：① 黄华族具有完全离生的雄蕊，联系到该族分布于中亚荒漠的较原始的沙冬青属及北美西海岸的 *Pickeringia* 属，它们都为常绿灌木，其花粉、化学成分方面的研究结果也说明了它们是比较原始的类群（Yuan & Peng 1991，Yuan & Chen 1991），而且与原始槐族有亲缘关系。因此，推测黄华族由热带槐族中的一古槐成员演化而来，其过程是自染色体 $x=8$ 的成员演化成温带黄华族 $x=9$ 的成员（Turner 1981，Cramner & Turner 1976）。吴征镒（1983）认为，沙冬青属是第三纪残遗成分，起源于古热带，与古南大陆区系有一定联系。②黄华属与分布于北美东部的 *Baptisia* 属均为多年生草本，叶形、花结构、染色体数、化学成分相似，但后者还有一年生种，荚果圆筒状，果皮木质化等进化次生性状，后者很可能是新进化的近缘属（Turner 1981）。③黄华属与黄花木属有许多共有特征，但后者的花完全轮生，托叶合生，是一个典型的中国-喜马拉雅成分，表现出较前者更为进化。正如李沛琼等（1982）指出的，黄花木属很可能是从羌塘地区，在第三纪中新世后随森林南迁到喜马拉雅的。袁永明（1992）也认为它是由多年生草本黄华属南迁到北亚热带沟谷后，长期隔离分化的结果，其木本特性是次生性状。黄华属虽为多年生草本植物，但还具有互生花、单叶、离生托叶等不少较原始性状，在黄华族的系统演化上处于靠前的位置。④黄华属为黄华族中唯一跨洲分布属。

以上几点说明黄华属不太可能从孤立特化的沙冬青属直接演化而来，很可能与沙冬青、*Baptisia* 等共同起源一个由古热带演化到温带的、含羽扇豆生物碱的古槐族成员，并向着不同地理方向、不同生境平行演化。因此，这个温带黄华属从本质上讲还是热带起源，它们的祖先类型可能已消失。

Raven & Polhill（1981）对整个豆科植物的地理分布及化石资料进行分析后认为黄华属植物起源于欧亚大陆。Hsü（1974）根据在西藏地区发现的黄华属 *Thermopsis prebarbata* 化石，认为中新世黄华属植物已成为青藏高原的优势属之一。因此，黄华属植物应该是在中新世以前起源的。根据该属的分布式样推测，可能在晚第三纪甚至晚白垩纪欧亚大陆和北美洲在失去陆地联系之前，黄华属植物，特别是该属的花互生类型在两大陆块上已形成。当时全球普遍温暖潮湿，喜中生环境的花互生类型在北半球得以广泛传布。

4.4　物种分化、迁移及分布格局成因

到了晚第三纪，由于太平洋海底扩张和大陆漂移使原本连着的欧亚大陆与北美大陆失去陆地连接，分布在两大陆块上的黄华属植物，在空间隔离的情况下各自演化。

渐新世，在亚洲，由于印度板块的碰撞出现大规模持续的喜马拉雅造山运动，随着喜马拉雅山脉与青藏高原的强烈隆起，古地中海消失，为该区域创造了多样化的生境，加之第四纪冰川作用影响，使得青藏高原与中亚广袤地区出现了极度旱化寒冷的生境。花轮生类型（sect. *Thermopsis*，sect. *Thermopsidella*）就是在这种情况下由其花互生类型的祖先不断适应干旱寒冷环境，花序轴缩短而演化形成的。在喜马拉雅及西亚，由于旱化、寒化加速了物种形成过程（speciation），原本花互生的古老的类群向西形成次生的中亚黄华组 sect. *Pseudothermia*（虽仍保留了互生花，但萼筒膨胀，雄蕊花后宿存，毛被变密，荚果变短等）；黄华组 sect. *Thermopsis*（花轮生，但向着暖湿及寒、干不同方向发展）向高山及西亚形成了适应更加旱化、寒化生境的紫花黄华组 sect. *Thermopsidella*（花仍与黄华组一样轮生，

但花变紫色,托叶合生及数目增多,荚果膨胀)。分布于青藏高原以东的广大丘陵平原因受喜马拉雅造山运动及第四纪冰川作用较弱,保留了该属的原始类群(*T. chinensis*, *T. fabacea*)。在亚洲的黄华分布格局主要是喜马拉雅造山运动引起的,古地中海消失及第四纪冰川作用的影响加速形成了现存亚洲黄华属植物分布格局。

和分布于亚洲的黄华属植物一样, 在美洲适应中生环境的花互生类型也经历了相似的演化过程, 只是北美在晚第三纪没有象亚洲这样如此剧烈的造山运动和气候变化,第四纪落基山脉和海岸山脉的抬升,远不如亚洲第三纪造山运动那么强烈,因此物种的分化速度相对较缓。由于受第四纪落基山脉和海岸山脉的高度隆起及不同程度的冰川作用的影响,北美西部气候旱化、寒化,加州南部地区荒漠化,故在北美西部地区的黄华属植物也演化成花轮生类群,即落基山黄华组 sect. *Thermia*(花常轮生,个别种仍残存有互生花,荚果变短,种子变小,萼齿变长等)。落基山脉的黄华属植物由于在不同地区受冰川作用的强度及山体隆升速度的影响不同,从而同种不同分布地区存在不同的演化速率,出现同种中轮生花与互生花并存现象。海岸山脉经受了山体隆起、火山运动、海水进退等多种因素的影响,致使海岸地区物种分化很活跃,多倍化也时有发生。但不同地区受影响强度不同,导致物种分化速率的差异。在北美东部,由于第三纪无重大地质灾变,而且受第四纪冰川作用的影响相对较小,因此保留了黄华属原始类群。分析两大陆物种分化原因,进一步证实了生存环境中水热条件的剧烈变化是该属植物演化的主要动力(如图 10, 图中横坐标是根据世界植被及中国植被的一些数据, 结合物种的分布海拔及经纬度估算的)。

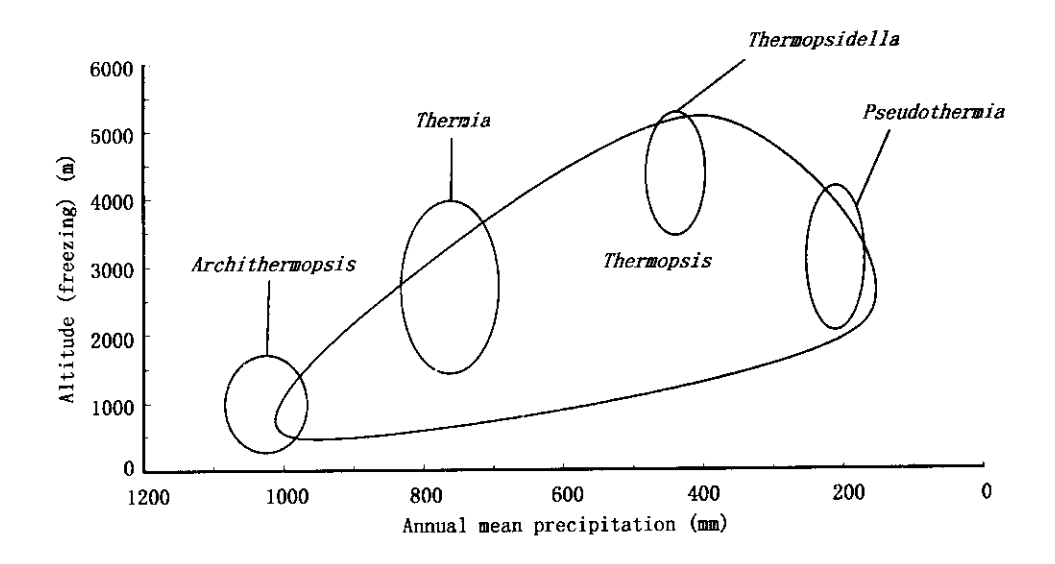


图 10 黄华属植物受旱化、寒化影响的演化示意图

Fig. 10 Sketch for evolutionary trends of *Thermopsis* under the influences of aridity and freezing

东亚地区的中国-日本亚区是连接北美和中亚、喜马拉雅地区的纽带, 在东北亚及华东地区,无花轮生类群的分布, 属中具最多原始性状的类群分布于此,保留了该属较古老

的成分。另外，东亚地区中国-日本亚地区的黄华属植物在晚白垩世和早第三纪时，可能通过欧亚大陆和北美之间大西洋北极陆桥到达北美东部。在这个时期，因为北极地区较温暖，而且无冰盖，因此黄华属植物也可能通过环北极路线，到白岭海峡，达北美西部。也许这就是黄华属植物迁至北美，并形成落基山地区和大西洋北美地区间断分布的另一原因。

参 考 文 献

Atkinson E T, 1980. Flora of the Himalaya. New Delhi: Cosmo publications

Chen C J, Zhu X Y, Yuan Y M, 1992. Cytological studies on the tribe Thermopsideae (Fabaceae) Ⅰ. Report on karyotypes of eleven species of four genera. Cathaya, 4: 103 ~ 116

Chen C J, Mendenhall M G, Turner B L, 1994. Taxonomy of *Thermopsis* (Fabaceae) in North America. Ann Miss Bot Gard, 81: 714 ~ 742

Czefranova Z, 1954. Species novae generis *Thermopsis* R. Br. Not Syst Herb Inst Bot Nom Com Acad Sci URSS, 16: 207 ~ 220

Czefranova Z, 1958. The materials on the monography of genus *Thermopsis* R. Br. Not Syst Herb Inst Bot Nom Com Acad Sci URSS ser. 1, 12: 7 ~ 83

Czefranova Z, 1970. Species novae generis *Thermopsis* R. Br. Nov Syst Pl Vasc, 7: 211 ~ 212

Czefranova Z, 1976. Species novae generis *Thermopsis* R. Br. Nov Syst Pl Vasc, 13: 174 ~ 192

Goldblatt P, 1981. Cytology and the phylogeny of Fabaceae. Advances in *Legume* Systematics, 2: 427 ~ 464

Hou X-Y (侯学煜), 1988. Physical Geography in China(Phytogeography). Vol 2. Beijing: Science Press

Li P-Q (李沛琼), Ni Z-C (倪志诚), 1982. The formation and evolution of Fabaceae in Xizang. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 20(2): 142 ~ 154

Lu A-M (路安民), 1982. Studies on phytogeography in Jungladaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 20 (3): 257 ~ 271

Peng Z-X (彭泽祥), Yuan Y-M (袁永明), 1992. Systematic revision on Thermopsideae (Fabaceae) of China. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 12(2): 158 ~ 166

Polhill R M, Raven P H, 1981. Evolution and systematics of the Fabaceae. Advance in *Legume* Systematics, 1: 1 ~ 26

Raven P H, Polhill R M, 1981. Biogeography of the Fabaceae. Advances in *Legume* Systematics, 1: 27 ~ 34

Shishkin B K, 1945. *Thermopsis*. In: Komarov ed. Flora of USSR. Vol 11 (English translation). Isreal program for scientific translation, Jerusaleum (1971)

Takhtajan A, 1986. Floristic Region of the World. University of California, USA. 522

Turner B L, 1981. Thermopsideae. Advance in *Legume* Systematics. 1: 403 ~ 408

Vedensky A I, 1981. Conspectus florae Asiae Mediae, 4: 17 ~ 18

Walter H, 1979. Vegetation of the Earth (Chinese translation by Ecological Department of the Chinese Academy of Sciences, 1984). New York: Springer-Verlag

Wang H-S (王荷生), 1992. Floristic Geography. Beijing: Science Press

Wang W-C (王文采), 1992. On some distribution patterns and some migration routes found in the Eastern Asiatic Region. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 30(1): 1 ~ 24; 30(2):97 ~ 117

Wang W-C (王文采), 1992. Vascular Plants of the Hengduan Mountains. Vol 1. Beijing: Science Press

Wei S-Q (韦思奇), 1999. Thermopsis. Fl Reip Pop Sin. Beijing: Science Press. 42(2): 397 ~ 411

Wei S-Q (韦思奇), 1984. Two new species of *Thermopsis* R. Br. from China. Bull Bot Res(植物研究), 4(2): 136 ~ 141

Wu C-Y (吴征镒), 1991. The Areal-Types of Chinese genera of seed plants. Acta Bot Yunnan(云南植物研究，增刊Ⅳ), suppl Ⅳ. 1 ~ 39

Wu C-Y (吴征镒), 1985. Flora Xizangica. Vol 2. Beijing: Science Press

Wu C-Y (吴征镒), 1983. Vegetation of China. Beijing: Science Press

Wu C-Y (吴征镒), Wang H-S (王荷生), 1983. 中国自然地理(植物地理).上册. Beijing: Science Press
Wu C-Y (吴征镒), 1979. The regionalization of Chinese flora. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1: 1 ~ 22
Wu L F (吴鲁夫), 1943. (Translated by Zhong C-X *et al*. 仲崇信等译, 1960). Introduction to Historical Geography. Beijing: Science Press
Xu R (徐仁), 1982. Evolution of paleovegetation in Qingzang Plateau and the uplifting of Qingzang Plateau. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 20(4): 386 ~ 390
Yang C-Y (杨昌友), 1987. New taxa *Thermopsis* from Xinjiang. Acta Bot Bor-Occ Sin (西北植物学报), 8(1): 55 ~ 57
Yuan Y-M (袁永明), Peng Z-X (彭泽祥), Chen C-J (陈家瑞), 1991. The systematic and ecological significance of anatomical characters of leaves in the tribe Thermopsideae (Fabaceae). Acta Bot Sin(植物学报), 33(11): 840 ~ 847
Yuan Y-M (袁永明), Chen C-J (陈家瑞), 1993. Anatomical evidence for phylogeny of the tribe Thermopsideae (Fabaceae). J Lanzhou Univ (Natural Science) [兰州大学学报(自然科学版)], 29(1): 97 ~ 104
Yuan Y-M (袁永明), Peng Z-X (彭泽祥), 1991. Pollen morphology and its systematic significance of the tribe Thermopsideae (Fabaceae) from China, J Lanzhou Univ (Natural Science) [兰州大学学报(自然科学版)], 27(3): 84 ~ 96
Yuan Y-M, Peng Z-X, 1990. Leaf architecture and its systematic significance in the tribe Thermopsideae (Fabaceae). Cathaya, 2: 29 ~ 40
Yuan Y-M, Peng Z-X, 1990. A revaluation on morphology and systematics of Thermpsideae (Fabaceae) from China. Chinese J Bot, 2(2): 141 ~ 149
Quaternary Society of Japan (日本第四纪学会编), 1984. Studies of Quaternary in Japan. Beijing: Oceanic Press
Scientific Expedition Team in Qingzang Plateau of China (中国科学院青藏高原科学考察队), 1983. Quaternary Geology in Tibet. Beijing: Science Press

作者更正

本刊第37卷第5期的“用ITS序列确定小麦B基因组的可能供体间的关系”一文中图2、图3和图4里的 *Ae. searsii* (*a*)应为 *Ae. sharoensis*,序列来自材料 Liu Dengcai, no number,克隆序列为 SHA – I3。特此更正。